

Cuidado parental y comportamiento de cardumen de larvas en *Leptodactylus insularum* (Anura, Leptodactylidae)

María Laura PONSSA

Instituto de Herpetología, Fundación Miguel Lillo,
Facultad de Ciencias Naturales e Instituto Miguel Lillo,
Miguel Lillo 251, T4000JFE, San Miguel de Tucumán, Argentina
<mlponssa@arnet.com.ar>

Parental care of a similar nature has been noted in three species of *Leptodactylus* from two groups (*ocellatus* group: *L. ocellatus* and *L. insularum*; *melanonotus* group: *L. validus*). In these species, the female remains with the foam nest throughout development and then accompanies a school of tadpoles until metamorphosis. In addition, in *L. insularum*, tadpoles form densely packed schools of hundreds or thousands of individuals reminiscent of many *Bufo* species. In a two month study in Gamboa, Panamá, I examined whether parental care in *L. insularum* involved aggressive behavior and whether schooling behavior of tadpoles was stimulated by high densities and predators. Adult behavior was monitored daily nocturnally and diurnally, throughout the study. I performed two experiments with tadpoles. First, I tested whether tadpoles at different densities had different likelihood to form schools. Second, tadpoles were tested at two densities, with and without predators to see their schooling response. I found evidence of parental care, noting several schools of tadpoles with attendant adults. Furthermore, aggressive behavior by adults, including vocalizations, in the presence of tadpoles was noted on three occasions. In tadpoles the formation of schools was dependent on density. In addition insect predators acted as a stimulus to school formation in experiments at two tadpole densities.

INTRODUCCIÓN

El término "cuidado parental" fue introducido por TRIVERS (1972), quien lo definió como "cualquier inversión por parte del progenitor en una prole determinada, que incrementa la oportunidad de supervivencia de la prole (y por lo tanto el éxito reproductivo) al costo de la capacidad del progenitor para invertir en otra prole". Desde entonces los patrones de comportamiento asociados a este término fueron definidos y analizados por numerosos autores quienes consideraron la relación entre fertilización externa e interna-cuidado por macho y/o hembra, y sus ventajas y desventajas para los padres y las crías (SMITH, 1977).

WELLS, 1977; GROSS & SHINE, 1981; WITTENBERGER, 1981; SIMON, 1983; TOWNSEND et al., 1984; GROSS & SARGENT, 1985).

Existen pocos estudios sobre el cuidado parental en anfibios en comparación a aves y mamíferos. Este comportamiento se presenta en los tres órdenes de anfibios. Aunque solo fue reportado para el 6% de las especies de anuros, se distribuye en diversas familias (CRUMP, 1996). CRUMP (1996) distingue seis modos de cuidado parental, de los cuales las especies del género *Leptodactylus* representarían ejemplos de cuidado de huevos y cuidado de las larvas. Algunas funciones propuestas para el cuidado parental de huevos y larvas de anuros son: protección contra patógenos (especialmente hongos) y predadores, aireación de los huevos acuáticos; hidratación de los huevos terrestres; prevención de anomalías en el desarrollo y de canibalismo (SIMON, 1983, CRUMP, 1996). Se postula que el beneficio del cuidado parental es incrementar la supervivencia de la prole. Entre los costos para el vigilante se considera el aumento de la vulnerabilidad a la predación, menor calidad y cantidad del alimento ingerido, y reducción de las oportunidades para aparearse (SIMON, 1983, TOWNSEND et al., 1984; CRUMP, 1996).

Una característica común de los miembros del género *Leptodactylus* es la oviposición en una masa de espuma ya sea en la superficie del agua, o en cámaras incubatrices. Existen reportes de cuidado parental en especies del grupo *ocellatus* del género *Leptodactylus* (HEYER, 1969): *L. chaquensis* (DE ALMEIDA PRADO et al., 2000), *L. ocellatus* (VAZ-FERREIRA & GEHRAU, 1975) y *L. insularum* (citada como *L. bolivianus* en WELLS & BARD, 1988). En los dos últimos casos el comportamiento de cuidado parental es similar. La hembra permanece junto al nido de espuma durante el desarrollo de los huevos y luego con el cardumen de larvas, día y noche hasta la metamorfosis. En *L. ocellatus*, VAZ-FERREIRA & GEHRAU (1975) registraron sonidos producidos por las larvas, que explicarían la posibilidad que tienen los renacuajos de detectar la presencia del grupo y orientarse hacia él, y podrían servir a la madre para guiarse hacia el cardumen aún estando a varios metros de distancia. Estos autores también registraron ataques de la madre y otros adultos a potenciales predadores en el área donde estaban los nidos o los renacuajos. WELLS & BARD (1988) determinaron en *L. insularum* un despliegue de movimientos que representaría una inusual y compleja forma de comunicación (física, química, o ambas) que permitiría a la hembra guiar a sus larvas. Movimientos de "bombeo" similares a los reportados para *L. insularum* (WELLS & BARD, 1988), también fueron observados en especies del grupo *melanotus*: *L. valdus* (DOWNIE, 1996), *L. leptodactylodes* (CROCKET & MORALLS, comunicación personal) y en *L. podicipinus* (MARTINS, 1996). Otros miembros del género con cuidado parental son *L. colombianus* (ESTRADA, comunicación personal), *L. fallax* (LESCURE, 1979, LESCURE & LITTLER, 1983) y *L. fuscus* (LESCURE, 1973). En los dos últimos casos se determinó que la hembra permanece junto a la puesta de huevos. En este trabajo se estudió el comportamiento de cuidado parental en *L. insularum*, bajo la hipótesis de que el cuidado parental en esta especie implica un comportamiento agresivo ante posibles predadores.

La formación de cardúmenes (grupos relativamente estacionarios de cientos o miles de individuos), es una característica distintiva de ciertas larvas de anuros. Existen numerosas discusiones sobre si estos agrupamientos son equivalentes a los cardúmenes de peces. WASSERSTADT et al. (1981) distinguen entre los cardúmenes de renacuajos y peces en que los primeros tienden a ser relativamente estacionarios y las distancias entre vecinos son azarosas. Algunos

autores, en un intento de definir y caracterizar los cardúmenes (de peces o larvas de anfibios), han distinguido entre distintos tipos de agrupamientos de acuerdo a sus características y al estímulo que los desencadenan (DUELLMAN & LESCURE, 1973; WASSERSUG, 1973; BEISWENGER, 1977; CALDWELL, 1989)

Además de los ya mencionados *L. insularum* y *L. ocellatus*, existen numerosos ejemplos de comportamiento de cardumen en larvas de anuros (WASSERSUG & HESSLER, 1971; BEISWENGER, 1975, 1977, 1981; WALDMAN, 1981; BREDEN et al., 1982; KEHR, 1994) BRANCH (1983) estudio la relación espacial, patrones de respiración y comportamiento de alimentación en cardúmenes de larvas de *Phyllomedusa vaillanti*; ALTIG & CHRISTENSEN (1981) estudiaron el comportamiento de cardúmenes de *Rana heckscheri*. CALDWELL (1989) describió tres modos de comportamiento de cardumen en larvas de *Hyla geographica*. Esta autora determinó que las larvas de *L. insularum* y *L. ocellatus* forman cardúmenes moderadamente polarizados en bordes sombreados de charcos o en el fondo de charcos, similar a los formados por las larvas de *Bufo*. Se postula que la presencia de otras larvas estimula la formación de estas agregaciones en larvas de anuros (DUELLMAN & LESCURE, 1973; BEISWENGER, 1981) Algunos autores han hipotetizado sobre las posibles funciones de termoregulación y defensa de los cardúmenes (BREder, 1967, O'HARA & BLAUSTEIN, 1981, CALDWELL, 1989; DE VITO et al., 1999) Como defensa, actuarían confundiendo al predador en la selección de una presa, especialmente cuando los predadores son insectos acuáticos (KEHR, 1994); de esta manera las agregaciones aumentarían la supervivencia de la puesta. En este estudio se plantearon los objetivos de determinar si la formación de cardúmenes en *L. insularum* depende de la densidad larval ("estímulo social") y/o es estimulada por la presencia de predadores.

Existen distintas hipótesis sobre el mecanismo y función del cuidado parental en anfibios y sobre el comportamiento de cardumen. Las hipótesis planteadas en este trabajo son: (1) el cuidado parental en *L. insularum* implica un comportamiento agresivo ante posibles predadores; (2) la formación de cardúmenes de larvas en *L. insularum* depende de la densidad larval, (3) la presencia de predadores acuáticos es un estímulo para la formación de cardúmenes de larvas en *L. insularum*. Para el estudio del comportamiento de cuidado parental se realizaron observaciones en el campo, y las hipótesis sobre cardumen de larvas se pusieron a prueba de manera experimental.

MATERIALES Y MÉTODOS

SISTEMA DE ESTUDIO

El área de estudio fue Kent's Marsh, ubicado en Gamboa, Panamá (9°7'30"N, 79°42'O), el cual es un charco temporario, de aproximadamente 430 × 45 m, cubierto con vegetación de tipo pastizal, la cual era cortada periódicamente. En la zona central del charco, donde se registró la mayor diversidad de anuros, había un mayor estancamiento de agua. Este charco fue seleccionado porque había mayor actividad de *L. insularum* que en otros cuerpos de agua del área. *Leptodactylus insularum* es una especie de tamaño relativamente grande (largo hocico-cloaca medio hembra 86.16 mm, macho 85.6 mm), sin embargo difícil de localizar ya que esta crípticamente coloreada y se confunde con la vegetación caída circundante.

El estudio fue realizado durante la época lluviosa, desde fines de junio a mediados de septiembre de 1998.

En el área se determinaron cinco sectores de igual superficie, los cuales fueron monitoreados durante el día y la noche. El monitoreo se realizó simultáneamente mediante encuentros visuales (CRUMP & SCOTT, 1994), transectas acústicas (ZIMMERMAN, 1994) y muestreo de transectas (JAEGER, 1994). Durante el día además de los métodos anteriores se realizó el reconocimiento de los sitios de puesta (SCOTT & WOODWARD, 1994). Los sitios donde estaban los nidos fueron marcados con cintas de color atadas a la vegetación circundante.

CUIDADO PARENTAL

Cuando un adulto estuvo presente junto al nido o cardumen, se determinó la reacción del adulto cuando el investigador aproximaba la red de colear larvas (considerado como hipotético predador) al nido o cardumen. Se consideraron tres tipos de reacciones: escape; agresión; no-agresión sin escape. La red fue colocada, en distintas ocasiones, junto al nido o cardumen, a 50 cm, a 1 m de distancia. Las observaciones se realizaron en el campo.

COMPORTAMIENTO LARVAL

¿La formación de cardúmenes depende de la densidad larval?

Para determinar si la formación de cardúmenes depende de la densidad larval, se colectó un cardumen de larvas del área de estudio. Este cardumen se dividió en grupos de 200, 100, 50 y 25 larvas que se colocaron en recipientes idénticos, de material plástico, de 35 cm de diámetro, en los que se colocaron 1.5 l de agua. Cuando se intentó colocar larvas a densidades más bajas (10 larvas por litro de agua) se observó una alta tasa de mortalidad, lo que obligó a interrumpir los experimentos reiteradas veces. Para descartar la posibilidad de que la calidad del agua fuera responsable de la mortandad se colocaron las larvas en agua de lluvia y después en agua corriente estacionada en recipientes un tiempo suficiente para que se evapore el cloro que pudiera tener, en ambos casos las larvas murieron. Finalmente, para los experimentos se optó por utilizar agua del charco donde eran colectadas las larvas diluida con agua corriente estacionada y no realizar tratamientos a tan bajas densidades.

Los experimentos se realizaron en laboratorio, y consistieron en determinar si había formación de cardumen en los diferentes tratamientos. Se consideró como cardumen a los agrupamientos de larvas (larvas contiguas unas a otras) y a estos se los consideró en cinco categorías: (0) 0% de larvas agrupadas, (1) hasta 10%, (2) hasta 25%, (3) hasta 50%, (4) hasta 100%. Durante una hora se registro cada 10 minutos presencia/ausencia y categoría de agrupamiento en el instante en que se observaban los recipientes, y después una vez cada hora por 8 horas más.

Los datos se analizaron con el test de Kruskal-Wallis, ya que no estaban distribuidos normalmente y no presentaban varianzas homogéneas. Se realizó a posteriori un test de Dunn para determinar entre que pares de tratamientos había o no diferencias significativas.

¿La formación de cardumen es estimulada por la presencia de predador acuático?

Para responder este punto se realizaron pruebas de palatabilidad a fin de seleccionar un buen predador de larvas de anfibios. Estos experimentos consistieron en colocar a los renacuajos en recipientes con potenciales predadores (coleópteros acuáticos y larvas acuáticas de insectos) y seleccionar a los predadores que atacaban más rápido y comían más rápidamente a las larvas de anuros. Los mejores predadores fueron larvas de Hydrophylidae (Coloptera) (longitud media: 27,36 mm), que eran comunes en el charco donde estaban los renacuajos. Estas larvas atacaban rápidamente y sostenían con su aparato bucal al renacuajo mientras lo ingerían en corto tiempo. Los tratamientos consistieron en recipientes idénticos, con igual densidad de larvas de un mismo cardumen, con predador (una larva de Hydrophylidae en cada tratamiento) y sin predador. Cada cinco minutos, durante dos horas, se determinó si había formación de cardumen en cada tratamiento. Las categorías de agrupamientos consideradas fueron: (0) sin agrupamiento; (1) ≤ 5 larvas; (2) ≤ 20 larvas; (3) ≤ 50 larvas; (4) ≤ 100 larvas; (5) ≤ 200 larvas; (6) ≤ 300 larvas. No hubo reposición de los renacuajos ingeridos por el predador, ya que en el tiempo que duraron los experimentos, esta predación no hizo variar considerablemente la cantidad de renacuajos.

Se realizaron dos experimentos independientes. En uno de ellos fueron colocadas 300 larvas por recipiente, y se hicieron tres réplicas por tratamiento (con predador y sin predador). Estas larvas pertenecían a un cardumen que había eclosionado cinco días antes, y en el que se contabilizaron 2014 larvas. En el otro experimento se colocaron 100 larvas por recipiente, se realizaron dos réplicas por tratamiento (con predador y sin predador). En este cardumen se contabilizaron 481 larvas, en estadios 29-37 de la tabla de GOSNER (1960). Como control se empleó larvas de *Physalaemus pustulosus*, de estadios 29-31 de la tabla de GOSNER (1960), cuyos nidos fueron colectados en la misma zona que los de *L. insularum*. El control fue empleado para comparar el comportamiento de los renacuajos cuando forman cardumen de cuando no lo hacen, ya que las larvas de *P. pustulosus* colocadas a la misma densidad, y en presencia de los mismos predadores nadaban independientemente, sin colocarse contiguas unas de otras o demostrar algún tipo de agrupamiento.

Los datos se analizaron con un test de independencia (chi cuadrado) entre grupos (con depredador / sin depredador) y respuestas (con agrupación / sin agrupación).

RESULTADOS

De los 31 días que estuvo presente *L. insularum*, 25 estuvieron en la zona central del área de estudio, la cual, a diferencia de las otras zonas, tuvo agua estancada durante todo el periodo de estudio. En ella se registró la mayor cantidad de especies de anuros (hasta 12 especies), y presentaba mayor heterogeneidad, en cuanto a la fisonomía de la vegetación, que el resto del área. Los nidos y cardúmenes también se encontraron en esta zona. Se registraron un total de 8 nidos y 7 cardúmenes. Los nidos observados tenían forma de corona con un orificio en el centro. Los nidos, al igual que los adultos, estaban generalmente en áreas con vegetación alta (vegetación de altura menor o igual a 1.6 m), tipo pastizal. Fue muy común encontrar los nidos sucesivos en los mismos sitios en donde habían otros anteriormente.

CUIDADO PARENTAL

Junto a algunos cardúmenes había adultos, los cuales huían ante la presencia del investigador ($n = 2$) o demostraban un comportamiento agresivo ($n = 3$). El comportamiento agresivo fue registrado en tres ocasiones, el 30 de Julio, el 12 y el 25 de Agosto de 1998. No se pudo determinar el sexo de estos adultos, o si se trataba del mismo o diferentes individuos. El comportamiento agresivo fue observado en dos ocasiones durante el día y en una durante la noche. En los tres casos este despliegue consistía en que cuando se simulaba coleccionar larvas con una red (colocando la red sobre las larvas), el adulto saltaba instantáneamente sobre la red, mordiendo, y en algunos casos emitiendo un grito o gruñido. El adulto luego saltaba lejos de ella (menos de 1 m), quedando de espaldas al cardumen y a la red. Al colocar de nuevo la red en contacto con el agua en la zona donde estaban las larvas, se volteaba y volvía a saltar sobre la red. No era necesario mover la red o agitar con ella el agua para que el adulto reaccionara atacando inmediatamente. Este comportamiento se repitió sucesivamente hasta por dos horas en cada adulto ($n = 20$ a 25 en cada una de las tres ocasiones).

En dos de las tres ocasiones en que se registró el comportamiento agresivo, se colocó luego la red a una mayor distancia (aproximadamente a 1 m de un individuo en una ocasión y a 50 cm en otra ocasión). En estos casos el ataque no fue instantáneo, tardando de 20 a 40 segundos, pero hubo agresión en el 70 % de las veces en que se colocó la red a 50 cm ($n = 20$), y en el 66.6 % cuando se la colocó a 1 m ($n = 15$). Cuando la red fue colocada a aproximadamente 1 m, el adulto no la alcanzó de un solo salto, se acercó y cuando estuvo a la mitad de la distancia, saltó sobre ella. En esta misma ocasión se colocó la red a poca distancia del adulto (menos de 50 cm), pero en una zona sin larvas y, aunque demoró más, reaccionó saltando sobre la red y volviendo a la zona donde estaban las larvas en el 100 % de los casos ($n = 15$). Cuando se le colocó la red a mayor distancia (a 1 m aproximadamente), en una zona sin larvas, el adulto no reaccionó.

COMPORTAMIENTO LARVAL

¿La formación de cardúmenes depende de la densidad larval?

Los resultados demuestran que a bajas densidades no hay tendencia a la formación de cardumen ($H = 23,018$; $P < 0,0001$). La tendencia a formar cardumen mostró una diferencia altamente significativa ($P < 0,0001$) entre los tratamientos de 200 y 25 larvas; y una diferencia significativa ($P < 0,05$) entre las densidades de 100 y 25 larvas y las densidades de 50 y 25 larvas, mientras que no hubo diferencias significativas ($P > 0,05$) en la tendencia a formar cardumen entre los grupos de 200 y 100 larvas, 200 y 50 larvas, y 100 y 50 larvas. Por lo tanto los resultados demuestran que el grupo de 25 larvas por tratamiento es el que no demuestra una significativa tendencia a formar cardúmenes (fig. 1).

¿La formación de cardumen es estimulada por la presencia del predador acuático?

En experimentos de predación realizados con 300 larvas por tratamiento, la tendencia a formar cardumen fue mayor en presencia del predador que en ausencia del mismo ($J^2 =$

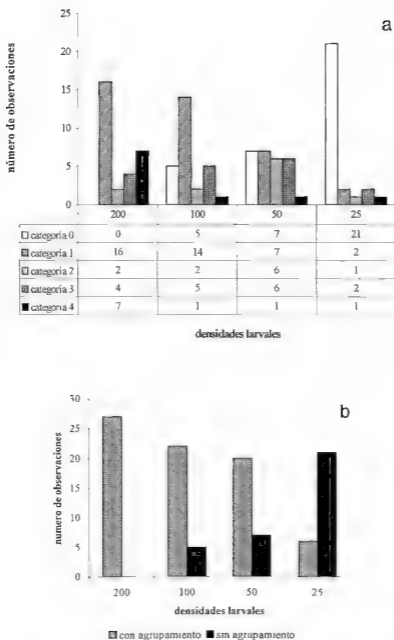


Fig. 1. (a) Categorías de agrupamientos a diferentes densidades larvales en *Leptodactylus insularum*. Categorías consideradas: (0) 0% de larvas agrupadas, (1) hasta 10%, (2) hasta 25%, (3) hasta 50%, (4) hasta 100%. (b) Tendencia a formar cardúmenes a diferentes densidades, considerando únicamente la presencia (categoría de agrupamiento 1 a 4) o la ausencia (categoría de agrupamiento 0) de agrupamiento.

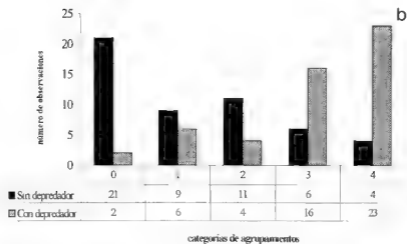
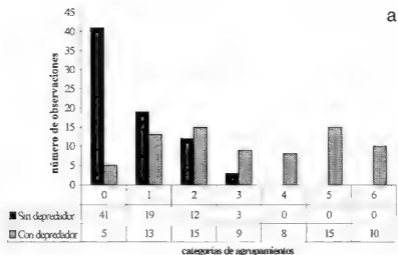


Fig 2 (a) Numero de observaciones de agrupamientos de larvas por categorías, utilizando 300 larvas por tratamiento. (b) Numero de observaciones de agrupamientos de larvas por categorías empleando 100 larvas por tratamiento. Categorías consideradas (0) sin agrupamiento, (1) ≤ 5 larvas, (2) ≤ 20 larvas, (3) ≤ 50 larvas, (4) ≤ 100 larvas, (5) ≤ 200 larvas; (6) ≤ 300 larvas.

221.92; $df = 1$; $P < 0.001$) (fig. 2A). Lo mismo ocurrió en los experimentos realizados con 100 larvas por tratamiento ($\chi^2 = 188.02$; $df = 1$; $P < 0.001$) (fig. 2B).

DISCUSIÓN

CUIDADO PARENTAL

El cuidado parental en *L. insularum* ha sido reportado por WELLS & BARD (1988) en la misma área en la que fue hecho este estudio (Gamboa, Panamá). Se pudo corroborar dicho comportamiento aunque en algunos casos las larvas no se encontraban en compañía de un adulto, posiblemente porque el descubrimiento de los nidos y los cardúmenes implicaba disturbio de la vegetación circundante, y podría causar que los adultos escaparan. Estos autores determinaron un despliegue de movimientos, por el cual el adulto se comunicaría con las larvas y las guiaría a sectores del cuerpo de agua con suficiente profundidad para completar el desarrollo. Este despliegue consiste en "bombeos" en el agua que comienzan cuando la hembra arquea su espalda y eleva sus patas posteriores y cloaca sobre la superficie del agua, luego su parte posterior desciende hasta el agua produciendo ondas en la superficie que se dirigen hasta los renacuajos. DOWNIE (1996) observó "movimientos de bombeo" similares en *L. validus*, aunque sus datos no demuestran que estos movimientos tengan la función de guiar a las larvas, posiblemente porque sus observaciones fueron hechas durante el día, y *L. insularum* fue observado guiando a las larvas principalmente durante la noche (WELLS & BARD, 1988). En este estudio no se observó este despliegue, ni tampoco el desplazamiento de las larvas en dirección a la madre, como lo describen estos autores. La observación de que es la hembra quien realiza el cuidado estaría contradiciendo las hipótesis de "la certeza paterna" y la del "orden de liberación de los gametos" (GROSS & SHINE, 1981). La primera hipótesis propone que es más probable que las familias con fertilización externa presenten cuidado paternal, porque la certeza de paternidad es mayor que en los casos con fertilización interna. La segunda hipótesis propone que el cuidado parental es el resultado de la diferente oportunidad para abandonar a los cigotos, de manera que el sexo que desova último, debería realizar el cuidado.

Los nidos que se encontraron estuvieron siempre en los mismos sitios, esto podría ser un indicio de fidelidad al sitio. SIFON (1962) reportó comportamiento de territorialidad en esta especie, él observó que los machos cantan desde depresiones localizadas en el centro del nido y los defienden de la invasión de otros machos. Las observaciones de WELLS & BARD (1988) y VAIRA (1997) (quienes determinaron que las hembras realizan el cuidado parental) se contradicen con las hechas previamente por SIFON (1962). Tal vez el macho y la hembra realizan el cuidado de la puesta. A este tipo de cuidado se le da el nombre de "anfisexual", y ha sido reportado para *Cophixalus parkeri* (SIMON, 1983), para algunos leptodactylidos, dendrobatiidos y myobatrachidos (McDIARMID, 1978). En este estudio no se pudo comprobar si era el macho o la hembra el que realizaba el cuidado, ya que no se quisieron colectar los individuos, para observar el comportamiento agresivo sin causar demasiado disturbio. Serían necesarias observaciones que clarifiquen cual de los tres tipos de cuidado parental se presenta efectivamente en esta especie.

De acuerdo a los resultados obtenidos, el cuidado parental en *L. insularum* implica comportamiento agresivo. El ataque de los adultos hacia un hipotético predador soporta la hipótesis de que el comportamiento epimelético en esta especie tendría función de defensa del cardumen de larvas contra predadores. Esta misma función fue determinada en *L. ocellatus* (VAZ-FERRIRA & GEHRAU, 1975). En esta especie la hembra cuida al nido ubicándose en el orificio central del mismo. Aunque los nidos de *L. insularum* observados presentaban un orificio en el centro, nunca se vieron adultos instalados en él. Cuando los adultos estuvieron con el cardumen, lo hicieron desde algún sustrato próximo, como vegetación caída. WELLS & BARD (1988) observaron a una hembra de *L. insularum* ubicada en el centro del grupo de renacuajos. A diferencia de *L. insularum*, en donde la hembra conduce a las larvas, en *L. ocellatus*, aparentemente la hembra sigue a los renacuajos (VAZ-FERREIRA & GEHRAU, 1975).

Durante su vigilia, las hembras de *L. ocellatus* huyen al acercarse "una persona, dedos o un pájaro", o atacan saltando desde el orificio y mordiendo. Durante el salto emiten a veces un grito de alarma (VAZ-FERREIRA & GEHRAU, 1975). De manera similar, el grito emitido por *L. insularum* cuando saltaba sobre la red de coleccionar larvas, tendría función agresiva contra el predador de renacuajos. WELLS & BARD (1988) no observaron ataques agresivos en *L. insularum*. VAIRA (1997) reportó ataques agresivos similares en hembras de *L. insularum* (como *L. bolivianus*). Las hembras atacaban un palo colocado sobre sus cabezas, y luego una bola de plástico atada a un palo a 20 cm de ellas, aunque no aclara si fueron colocadas en las proximidades del cardumen. En el presente estudio los adultos se encontraron ocultos bajo la vegetación durante el día, al igual que las hembras observadas por VAIRA (1997). Sin embargo este autor registró ataques sólo durante la noche, y en este estudio se registraron durante el día en dos de las tres ocasiones en que fue observado. Las hembras de *L. ocellatus* en Uruguay (VAZ-FERREIRA & GEHRAU, 1975) y Córdoba (VAIRA, 1997) también atacaron durante el día. Ataques similares también fueron registrados en el Ranidae africano *Ptychocephalus adspersus*, en esta especie el macho acompaña al cardumen y ataca inclusive a grandes vertebrados (BALINSKY & BALINSKY, 1954; ROSE, 1956; POYNTON, 1957). Además de las especies de *Leptodactylus* anteriormente mencionadas, *L. ocellatus*, *L. validus* y *L. insularum*, también existen reportes de cuidado parental en *L. chaquensis* (DE ALMEIDA PRADO & UETANABARO, 2000), *L. podii ipunus* (MARTINS, 1996), *L. colombiensis* (ESTRADA, comunicación personal), *L. fallax* y *L. fuscus* (LESCLURE, 1973, 1979, 1983). Dada la falta de información sobre la ocurrencia del cuidado parental en otras especies de *Leptodactylus* y sobre las relaciones filogenéticas del género, por el momento no es posible establecer si el cuidado parental es una sinapomorfia solamente de algunas especies del género, de todo el género o de un clado más inclusivo. En un análisis filogenético, el cuidado parental podría ser considerado como más de un carácter según lo realice el macho, la hembra o ambos; implique o no comportamiento agresivo hacia predadores; abarque el período de huevos y larvas, sólo el de huevos o sólo el larvario.

COMPORTAMIENTO LARVAL

Efecto de la densidad larval en la formación de cardumen

Los resultados obtenidos indican que a baja densidad, los renacuajos no tienden a formar cardumen. Se postula que el "estímulo social", es decir el estímulo generado por la

presencia de otras larvas, es una de las causantes de las agregaciones de larvas de anuros (DUELLMAN & LESCURE, 1973; BEISWENGER, 1981). Posiblemente, como a bajas densidades la probabilidad de encuentro entre larvas es menor, no actúe el estímulo social y por lo tanto no haya formación de cardumen. Por otro lado la mortalidad observada cuando se colocaron larvas a muy bajas densidades (10 larvas por litro de agua), plantea el interrogante de si la causa de la misma pudiera ser precisamente la baja densidad larval.

Efecto de la predación en la formación de cardumen

Los resultados de los experimentos de laboratorio demuestran que la presencia de predadores estimula la formación de cardúmenes de larvas en *L. insularum*. En larvas de *Hyla regilla* también se determinó un nivel más alto de agregación en presencia de viboras que actuaban como predadores (DE VITO et al., 1999). El hábito de formar agregaciones confiere ventajas tanto a predadores como a presas (MAJOR, 1978). En las presas, incrementa su habilidad para escapar al ataque del predador, y en este último aumenta el éxito de captura. De acuerdo con MAJOR (1978), los predadores se orientan hacia las presas mediante el estímulo visual. Durante el tiempo que requiere esta orientación, el predador recibe la información necesaria para predecir cuando y donde abrir la boca para un ataque seguro. Este patrón de acción fija puede ser crítico, limitando la maniobrabilidad del predador durante los milisegundos finales del ataque. Así el predador podría no ser confundido por un cardumen de presas, pero pierde el tiempo necesario para alinearse con una presa individual para un ataque exitoso. Es en este contexto donde el comportamiento de formar cardúmenes tiene valor para la supervivencia de las presas. En el caso de larvas de anuros, KEHR (1994) determinó que aunque los cardúmenes de larvas pueden producir "confusión" del predador en la selección de una presa, esta interacción se produciría especialmente cuando los predadores son ciertos insectos acuáticos, como fue el caso de los experimentos realizados en este estudio.

Otros factores, además de la presencia de predadores y del estímulo "social", han sido propuestos para explicar las funciones y las causas de la formación de cardúmenes. Estímulos "ambientales", como luz, temperatura, alimento, actuarían estimulando la formación de cardúmenes (WASSERLUG & HESSLER, 1971; DUELLMAN & LESCURE, 1973; BEISWENGER, 1975, 1977, 1981; KATZ et al., 1981; O'HARA & BIALSTEIN, 1981; CALDWELL, 1989).

CONCLUSIONES

Las ventajas y los costos del cuidado parental son múltiples, probablemente dependerán no sólo de la especie que lo presente, sino del ambiente con el que se enfrenten los individuos o poblaciones individuales. Del mismo modo ocurrirá con las agregaciones de larvas de anuros. En base a los datos obtenidos en este estudio se puede concluir que en *L. insularum* el cuidado parental implica un comportamiento agresivo y tendría una función de defensa contra predadores, esto no descarta otras posibles funciones a ser evaluadas. Los experimentos realizados demuestran que la formación de cardúmenes responde al estímulo social (la presencia de otras larvas, a densidades suficientemente altas) y a la presencia de predadores.

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. S. Rand por su guía, sugerencias y comentarios sobre el trabajo. Al Dr. E. O. Lavilla y a J. M. Estrada por sus comentarios al manuscrito. A R. Cocroft, por sus comentarios y a C. Molner, por la identificación del predador acuático. Este trabajo se realizó gracias a una beca "Short-Term" de la Smithsonian Tropical Research Institution (STRI).

LITERATURA CITADA

- ALTIG, R. & CHRISTENSEN, M. T., 1981 - Behavioral characteristics of the tadpoles of *Rana heckscheri*. *J. Herp.*, **15** (2): 151-154.
- BALINSKY, B. I. & BALINSKY, J. B., 1954 - On the breeding habits of the South African bullfrog, *Pyxicephalus adspersus*. *S. African J. Sci.*, **51**: 55-58.
- BEISWENGER, R. E., 1975 - Structure and function in aggregations of tadpoles of the American toad, *Bufo americanus*. *Herpetologica*, **31**: 222-233.
- 1977. Diel patterns of aggregative behavior in tadpoles of *Bufo americanus*, in relation to light and temperature. *Ecology*, **58**: 98-108.
- 1981. Predation by gray jays on aggregating tadpoles of the boreal toad (*Bufo boreas*). *Copeia*, **1981**: 459-460.
- BRANCH, L. C., 1983. Social behavior of the tadpoles of *Phyllomedusa vaillanti*. *Copeia*, **1983**: 420-428.
- BRIDEN, F., LUM, A. & WASSERSUG, R., 1982. Body size and orientation in aggregates of toad tadpoles *Bufo woodhousei*. *Copeia*, **1982**: 672-680.
- BREUER, C. M., 1967 - On the survival value of fish schools. *Zoologica New York zool. Soc.*, **52**(4): 25-40.
- CALDWELL, J. P., 1989. Structure and behavior of *Hyla geographica* tadpole schools, with comments on classification of group behavior in tadpoles. *Copeia*, **1989**: 938-950.
- CRUMP, M., 1996. Parental care among Amphibia. In J. S. ROSENBLATT & C. T. SNOWDON (ed.), *Parental care: evolution, mechanism and adaptive significance*. Academic Press, **25**: 109-144.
- CRUMP, M. L. & SCOTT, N. J., JR., 1994. Visual encounter surveys. In W. R. HUYER, M. A. DONNELLY, R. W. McDIARMID, L. C. HAYCK & M. S. FOSTER (ed.), *Measuring and monitoring biological diversity: Standard methods for amphibians*. Washington, Smithsonian Institution Press: 84-92.
- DE ALMEIDA PRADO, C., UFENTANABARO, M. & LOPES, F. S., 2000. Reproductive strategies of *Leptodactylus chaquensis* and *L. podicipinus* in the Pantanal, Brazil. *J. Herp.*, **34** (1): 135-139.
- DE VITO, J., CHIVERS, D. P., KIESICKER, J. M., BRIDEN, L. K. & BLAUSTEIN, A. R., 1999. Effects of snake predation on aggregation and metamorphosis of pacific treefrog (*Hyla regilla*) larvae. *J. Herp.*, **33** (3): 504-507.
- DOWNIE, J. R., 1996. A new example of female parental behavior in *Leptodactylus valhalla*, a frog of the leptodactylid "melanonotus" species group. *Herp. J.*, **6**: 32-34.
- DUFFMAN, W. E. & LISCLIFFE, J., 1973. Life history and ecology of the hylid frog *Osteocephalus taurinus*, with observations on larva behavior. *Occ. Pap. Mus. nat. Hist.*, **13**: 1-12.
- GOSNER, K. L., 1960. A simplified tale for staging anuran embryos and larvae with notes on identification. *Herpetologica*, **16**: 183-190.
- GROSS, M. R. & SARGENT, R. C., 1985. The evolution of male and female parental care in fishes. *Am. Zool.*, **25**: 807-822.
- GROSS, M. & SHIM, R., 1981. Parental care and mode of fertilization in ectothermic vertebrates. *Evolution*, **35** (4): 775-793.
- HUYER, W. R., 1969. The adaptive ecology of the species groups of the genus *Leptodactylus* (Amphibia, Leptodactylidae). *Evolution*, **23**: 421-428.
- JAEGGER, R. G., 1994. Transect sampling. In W. R. HUYER, M. A. DONNELLY, R. W. McDIARMID, L. C. HAYCK & M. S. FOSTER (ed.), *Measuring and monitoring biological diversity: Standard methods for amphibians*. Washington, Smithsonian Institution Press: 103-107.
- KATZ, L. M., POHLL, J. & WASSERSUG, R. J., 1981. Structure and mechanism of schooling in tadpoles of the clawed frog, *Xenopus laevis*. *Anim. Behav.*, **29**: 20-33.

- KEHR, A. I., 1994 Patrones de dispersion espacio-temporales y su influencia en la biología larval de *Bufo arenarum* (Amphibia, Anura). *Neotrópica*, **40** (103-104), 35-40.
- LÉSCURE, J., 1973 Contribution à l'étude des amphibiens de Guyane française II. *Leptodactylus fuscus* (Schneider) Observations écologiques et ethologiques. *Ann Mus Hist nat Nice*, **1**, 91-100.
- 1979 - Etude taxonomique et éco-éthologique d'un amphibien des petites Antilles *Leptodactylus fallax* Müller, 1926 (Leptodactylidae). *Bull. Mus. nat. Hist. nat.*, (4), **1** (3): 757-774.
- LÉSCURE, J. & LÉTELLIER, F., 1983 - Reproduction en captivité de *Leptodactylus fallax* Muller, 1926 (Amphibia, Leptodactylidae). *Rev. fr. Aquariol.*, **10**: 61-64.
- MCDIARMID, R. W., 1978 - Evolution of parental care in frogs. In G. M. BURGHARDT & M. BLKOFF (ed.), *The development of behavior comparative and evolutionary aspects*, New York, Garland: 127-147.
- MAJOR, P. F., 1978 - Predator-prey interactions in two schooling fishes, *Curax ignobilis* and *Stolephorus purpureus*. *Anim. Behav.*, **26**: 760-777.
- MARTINS, I. A., 1996. *Reproductive biology of Leptodactylus podicipinus* (Cope, 1862) (Anura, Leptodactylidae) in the northwest region of the state of São Paulo. Unpubl. Master's Thesis, Universidade Estadual Paulista, Botucatu, SP, Brasil.
- O'HARA, R. K. & BLAUSFELN, A. R., 1981 - An investigation of sibling recognition in *Rana cascadae* tadpoles. *Anim. Behav.*, **29**: 1121-1126.
- POYNTON, J. C., 1957. - Bullfrog guardians. *African Wildlife*, **11**, 80.
- ROSE, W., 1956. - Parental care in batrachians. *African Wildlife*, **10**, 257.
- SIXTON, O. J., 1962 - Apparent territorialism in *Leptodactylus insularum* Barbour. *Herpetologica*, **18** (3) 212-214.
- SCOTT, N. J. & WOODWARD, B. D., 1994. - Surveys at breeding sites. In W. R. HEYER, M. A. DONNELLY, R. W. MCDIARMID, L. C. HAYECK & M. S. FOSTER (ed.), *Measuring and monitoring biological diversity Standard methods for amphibians*, Washington, Smithsonian Institution Press: 118-125.
- SIMON, M. P., 1983 - The ecology of parental care in a terrestrial breeding frog from New Guinea. *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **14**: 61-67.
- SMITH, J. M., 1977. - Parental investment: a prospective analysis. *Anim. Behav.*, **25**, 1-9.
- TOWNSEND, D. S., STEWART, M. M. & POLGH, F. H., 1984 - Male parental care and its adaptive significance in a neotropical frog. *Anim. Behav.*, **32**: 421-431.
- TRIVERS, R. L., 1972. - Parental investment and sexual selection. In B. CAMPBELL (ed.), *Sexual selection and the descent of man*, Chicago, Aldine Press: 136-179.
- VAIRA, M., 1997 - *Leptodactylus bolivianus* (NCN) Behavior. *Herp. Rev.*, **28** (4) 200.
- VAZ FERREIRA, R. & GEHRAU, A., 1975 - Comportamiento epimeletico de la rana común, *Leptodactylus ocellatus* (L.) (Amphibia, Leptodactylidae) I Atención de la cría y actividades alimentarias relacionadas. *Physis*, (B), **34** (88): 1-14.
- WALDMAN, B., 1981 - Sibling recognition in toad tadpoles: the role of experience. *Z. Tierpsychol.*, **56** 341-358.
- WASSERSG, R. J., 1973 - Aspects of social behavior in anuran larvae. In: J. L. VIAL (ed.), *Evolutionary biology of the anurans*, Columbia, Missouri, University of Missouri Press: 273-297.
- WASSERSG, R. & HESSLER, C. M., 1971 - Tadpole behavior - aggregation in larval *Xenopus laevis*. *Anim. Behav.*, **19**, 386-389.
- WASSERSUG, R., LUM, A. M. & POTEI, M. J., 1981. - An analysis of school structure for tadpoles (Anura: Amphibia). *Behav. Ecol. Sociobiol.*, **9**, 15-22.
- WILLS, K. D., 1977 - The social behaviour of anuran amphibians. *Anim. Behav.*, **25** 666-693.
- WILLS, K. D. & BARD, K. M., 1988 - Parental behavior of an aquatic-breeding tropical frog *Leptodactylus bolivianus*. *J. Herp.*, **22** (3): 361-364.
- WITTENBERGER, J. F., 1981 - *Animal social behavior*. Boston, Duxbury Press.
- ZIMMERMAN, B. L., 1994 - Audio strip transects. In W. R. HEYER, M. A. DONNELLY, R. W. MCDIARMID, L. C. HAYECK & M. S. FOSTER (ed.), *Measuring and monitoring biological diversity Standard methods for amphibians*, Washington, Smithsonian Institution Press: 92-97.

Corresponding editor: Karen R. LIPS.